

西双版纳热带雨林中花外蜜腺植物的初步调查

刘景欣<sup>1,2</sup>, 陈进<sup>1\*</sup>

(1 中国科学院西双版纳热带植物园, 云南 勐腊 666303; 2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:** 为了解西双版纳热带雨林中花外蜜腺植物分布规律, 作者在西双版纳自然保护区勐腊县境内调查了 7 个 (3 个原始雨林, 4 个不同林龄的次生林) 森林群落中的花外蜜腺植物。7 个群落中共有 424 种被子植物, 发现花外蜜腺植物 52 种 (占 12.3%)。大部分花外蜜腺植物隶属于五桠果亚纲 (Dilleniidae)、蔷薇亚纲 (Rosidae) 和菊亚纲 (Asteridae); 扁平型的花外蜜腺最常见, 叶片是花外蜜腺的主要着生部位。7 个群落中的花外蜜腺植物种类丰富度版纳青梅原始林中最低 (9.8%), 5 年生中平树林中最高 (18.5%), 次生林比原始林中花外蜜腺植物更丰富。不同生长型中花外蜜腺植物种类丰富度依次为乔木 > 灌木 > 藤本 > 草本, 未发现附生植物和寄生植物有花外蜜腺。  
**关键词:** 花外蜜腺植物; 群落调查; 生长型; 动植物关系  
**中图分类号:** Q 948                      **文献标识码:** A                      **文章编号:** 0253 - 2700 (2008) 02 - 173 - 10

Preliminary Investigation of Extrafloral Nectaried Plants in  
the Tropical Rainforests in Xishuangbanna, China

LIU Jing-Xin<sup>1,2</sup>, CHEN Jin<sup>1\*</sup>

(1 Xishuangbanna Tropical Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Mengla 666303, China;  
2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** In order to understand the distribution pattern of the extrafloral nectaried plants in the tropical rainforest in Xishuangbanna, Yunnan, China, we investigated seven forest communities (three primary forests and four secondary forests at different ages) in Xishuangbanna Nature Reserve. Fifty-two species belonging to 36 genera and 23 families accounting for 12.3% of 424 angiosperm species in the seven communities were found to bear extrafloral nectaries (EFNs). Among which, eight genera and 37 species were the first time to be recorded as plants to bear EFNs. The study indicated, (1) The EFN species mainly occurred in subclasses Dilleniidae, Rosidae and Asteridae of the Magnoliopsida, and the most common EFNs were flattened glands situated on leaf blades; (2) The proportions of EFN species within the seven communities ranged from 9.5% (*Vatica guangxiensis* forest) to 18.5% (*Macaranga denticulata* forest), and the EFN species appeared to be more abundant in the secondary forests than those in the primary forests; (3) EFN species were disproportionately distributed among different growth forms, with the abundance being: tree > shrub > liana > herb, and no epiphytic and parasitic plants were found to bear EFNs.  
**Key words:** Community survey; Extrafloral nectary; EFN; Growth form; Plant-animal interaction

花外蜜腺 (Extrafloral nectary) 指着生在植物体花外部器官 (如叶、茎、花萼外侧、花瓣外侧) 上, 一般与传粉无关的蜜腺 (Elias, 1983; Koptur, 2005), 它分泌的蜜液是以蚂蚁为主的多  
种昆虫所喜爱的食物 (Koptur, 1992)。有关花外蜜腺的生态功能研究很多 (Bentley, 1977; Wagn-

\* 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: biotrans@bn.yn.cninfo.net  
收稿日期: 2007 - 04 - 19, 2008 - 03 - 17 接受发表  
作者简介: 刘景欣 (1980 - ) 男, 硕士, 研究方向: 动植物关系的进化生态学。目前在香格里拉高山植物园从事科研科普工作。

er, 1997; Wagner and Kay, 2002; Heil and McKey, 2003)。大多数的试验表明花外蜜腺可以吸引蚂蚁、蜘蛛、寄生蜂等草食者的天敌来保护植物免受草食者或真菌等的危害 (Bentley, 1977; Koptur, 1992a, 2005)。也有人认为有些植物的花外蜜腺可以将拜访花的蚂蚁吸引过来从而降低其对花的伤害 (Rosenzweig, 2002; Wagner and Kay, 2002; Galen, 2005), 有些研究还发现某些植物的花外蜜腺可以吸引传粉者 (Knox 等, 1985; Lopes 等, 2002), 某些植物的花外蜜腺能吸引蚂蚁在其附近筑巢从而增加其周围土壤的肥力 (Wagner, 1997)。

哪些植物类群、哪类植物群落中花外蜜腺植物更丰富一直是人们关注的科学问题 (Bentley, 1977; Elias, 1983; Koptur, 2005)。已有的研究显示, 花外蜜腺的有无可能主要受植物系统发生的影响, 已经报道的花外蜜腺植物有 109 科 702 属约 3 766 种, 它们既有蕨类植物也有被子植物, 但绝大多数属于双子叶植物的五桠果亚纲 (Dilleniidae)、蔷薇亚纲 (Rosidae) 和菊亚纲 (Asterales) (Elias, 1983; Keeler, 2005)。不同地区花外蜜腺植物丰富度不同, 总体上看, 热带地区比温带地区拥有更丰富的花外蜜腺植物 (Bentley, 1977; Oliveira and Freitas, 2004), 然而也有研究发现在热带地区高海拔的群落中花外蜜腺植物稀少 (Keeler, 1979)。Pemberton (1998) 在东亚的研究发现花外蜜腺植物种类数和丰富度随着纬度的降低而增加, 且这种趋势还和生境中蚂蚁群落的丰富度的变化趋势一致。

不同演替阶段的森林群落中花外蜜腺植物种类丰富程度可能不同。Fiala and Linsenmair (1995) 认为次生林中花外蜜腺植物较原始林群落更为丰富。许多研究发现林缘、林窗以及干扰多的森林中花外蜜腺植物比郁闭的成熟森林中更丰富, 光依赖型植物种比顶级型植物种中花外蜜腺植物更丰富 (Bentley, 1976; Fiala and Linsenmair, 1995; Blüthgen and Reifenrath, 2003)。然而, 至今尚缺乏这方面的系统研究工作。

目前的研究还发现不同生长型的植物中花外蜜腺植物的种类丰富度差异情况在不同地区的群落中不一致: 美洲亚马逊热带雨林群落和澳大利亚热带雨林群落中藤本植物 > 乔木 (Blüthgen

等, 2000; Blüthgen and Reifenrath, 2003), 而澳大利亚热带雨林群落中没有附生的花外蜜腺植物 (Blüthgen and Reifenrath, 2003), 而地处热带东南亚的马来西亚的帕宋 (Pasoh), 其热带雨林群落中乔木 > 藤本植物 (Fiala and Linsenmair, 1995)。目前还没有专门探讨不同生长型中花外蜜腺植物丰富度差异的研究, 而更多地点的研究资料, 对增进对上述问题的认识是十分必要的。

西双版纳位于热带东南亚向亚热带东亚的过渡带, 处于冈瓦纳古陆 (Gondwana) 的印缅板块 (Indian and Burmese plates) 和劳亚古陆 (Laurasia) 的亚欧板块 (Eurasian plate) 的接合线上, 这里的热带雨林植物区系独特 (Zhu, 1997; Zhu 等, 2006)。有关本地区花外蜜腺植物的研究尚未见报道。本研究在西双版纳州勐腊县自然保护区补蚌村周围选择年龄不同的 4 个次生林群落和 3 个原始热带雨林群落, 调查群落中的花外蜜腺植物种类。结合已有的研究资料, 我们提出以下假设:

(1) 花外蜜腺受到系统发生的影响, 本地区中花外蜜腺植物也应主要集中在五桠果亚纲、蔷薇亚纲和菊亚纲中;

(2) 随植物群落年龄的增长, 其中的花外蜜腺植物种类丰富度将降低, 次生林中花外蜜腺植物种类丰富度应显著高于原始林;

(3) 某地域内不同生长型的植物中花外蜜腺植物丰富度的差异在一定程度上是对系统发生的反应, 即不同生长型的植物中花外蜜腺植物丰富度的差异是因为不同生长型的植物来源于不同的植物类群。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地点

调查地点位于西双版纳州勐腊县补蚌村附近 (N 21° 37' 01.1", E 101° 35' 02.0", Alt. 597 m) 的次生林和原始热带雨林。当地为西部型季风热带气候, 干湿季节明显, 干季 5 月到 10 月, 雨季从 11 月到次年 4 月 (龚德能和王建皓, 1987), 干季又可以分为雾凉季 (11 月至次年 2 月) 和干热季 (3 月至 5 月) (张克映, 1963)。该地年平均气温为 21.0℃; 6 月份气温最高, 月平均气温 24.7℃; 1 月份气温最低, 月平均气温是 15.2℃; 10 月的年均积温为 7 639℃; 平均降水 1 540.2 mm/a (雨季 1 273.4 mm/a) (郑征等, 2001)。

2005 年 2 月 19 至 5 月 1 日，选取处于不同演替阶段上的 7 个群落（原始林 3 个，次生林 4 个），首先用样线法获得了各个群落的被子植物名录，然后依据获得的名录进行花外蜜腺植物的调查。所选的热带雨林属于湿季节雨林的龙脑香林亚型（Zhu, 1997; Zhu 等, 2006），据当地人介绍，所选择的次生林，都是在刀耕火种的龙脑香林的基础上发育而来的。

1.2 调查方法

1.2.1 植物名录的获得 2005 年 2 月 19 日至 3 月 6 日在选定的 7 个群落（表 1）中，每 10 m 设置一条样线，然后调查出现在样线左右 0.5 m 内的被子植物（每种植物只记录一次），这样连续的设置样线进行调查，直到样线经过了各种小生境而且新的植物种类不再出现；然后在群落中四处巡视，补加没有出现在样线上的植物种类（视为另一样线）。各个群落中样线的长度和被子植物种数见表 3。

1.2.2 花外蜜腺植物调查方法 依据植物名录在 7 个群落中检查每种植物花外蜜腺的有无，由于物候的限制，主要检查着生于叶和茎上的蜜腺，而且主要以检查嫩叶为主。确定花外蜜腺的依据有：（1）直接肉眼观察（必要时辅以放大镜）；（2）烟霉有规律的出现在植物的特定部位且没有产蜜类昆虫或其活动迹象（Pemberton, 1998）；（3）有液体积累的用舌头舔尝确定是否为含糖液体。每种植物在每个群落中的调查数量达到 5 株时，还没确认花外蜜腺的存在，视为无花外蜜腺。

1.3 结果分析

1.3.1 植物生长型划分 依据《中国植物志》和朱华（1992, 1993）对望天树林和版纳青梅林的研究，所调查的被子植物被分为乔木、灌木、藤本（包括木质藤本、攀援灌木和多年生草质藤本）、草本（包括草本和一年生草质藤本）、附生植物和寄生植物。

1.3.2 数据统计 原始林和次生林中花外蜜腺植物种类丰富度的比较采用独立样本 *t* 检验进行。用双因素方差分析的方法，分析了 7 个群落、4 种生长型（乔木、灌

木、藤本、草本）之间花外蜜腺植物种类丰富度的差异（统计分析用 Sigmastat 3.1）。

2 结果

共调查被子植物 424 种，发现花外蜜腺植物 52 种（12.3%），它们分属于 23 个科的 36 个属（表 2）。

2.1 花外蜜腺植物

调查的 424 种被子植物中有 36 目、75 科、219 属、355 种为双子叶（木兰纲）植物，涵盖了双子叶植物所有 6 个亚纲，其中 5 亚纲（表 5）、15（41.7%）目、22（29.3%）科、35（16.0%）属、49（13.8%）种有花外蜜腺；另外 8 目、13 科、37 属、69 种是单子叶（百合纲）植物，涵盖了单子叶植物的 4 个（共 5 个）亚纲（没有发现泽泻亚纲 Alismatidae 植物），仅有 3 种菝葜（*Smilax*）是花外蜜腺植物（表 2）。

木兰纲各个亚纲中花外蜜腺植物的分布情况如下：石竹亚纲（Caryophyllidae）内没有花外蜜腺植物，木兰亚纲（Magnoliidae）和金缕梅亚纲（Hamamelididae）各只有 1 种花外蜜腺植物，花外蜜腺植物集中在蔷薇亚纲（33 种）、五桠果亚纲（9 种）和菊亚纲（5 种）中。所有含有花外蜜腺植物的科都是已经报道过的。木兰纲植物中大戟目（Euphorbiales）的大戟科（Euphorbiaceae）（19 种）和豆目（Fabales）的豆科（Fabaceae）（6 种）是花外蜜腺植物大科，其它有 17 个科各只有 1 种花外蜜腺植物，另外 3 个科各含有 2 或 3 种花外蜜腺植物（表 2）。有些科、属内既有花外蜜腺植物也有非花外蜜腺植物，如：大戟科和豆科，山牵牛属。

表 1 群落简单描述  
Table 1 Brief descriptions of the communities studied

群落编号 Community No.	地理位置 Site	群落名称 Community Name	年龄（年） Age (year)	优势物种 Dominant species
1	帮松箐	望天树林	> 100	望天树 <i>Shorea chinensis</i> Wang Hsie
2	灰阴河	望天树林	> 100	望天树 <i>S. chinensis</i>
3	南沙河	版纳青梅林	> 100	版纳青梅 <i>Vatica guangxiensis</i> X . L . Mo
4	白沙河	刺栲林	46	刺栲 <i>Castanopsis hystrix</i> J . D . Hooker et Thomson ex A . De Candolle
5	回岗河	刺栲 - 苦竹林	30	刺栲 <i>C. hystrix</i> , 苦竹 <i>Pleioblastus amarus</i> (Keng) Keng f .
6	补蚌村边	杂树林	20	云南黄杞 <i>Engelhardia spicata</i> Lesch; 滇南杜英 <i>Elaeocarpus austroyunnanensi</i> Hu; 普文楠 <i>Phoebe puwenensis</i> Cheng; 白楸 <i>Mallotus paniculatus</i> (Lam .) Muell . Arg; 印度血桐 <i>Macaranga indica</i> Wight
7	补蚌村边	中平树林	5	中平树 <i>Macaranga denticulate</i> (Bl .) Muell . Arg .

表 2 花外蜜腺植物名录  
Table 2 Checklist of extrafloral nectary (EFN) plants

花外蜜腺被子植物 EFN angiosperm plants	生长型 Growth form	EFN 位置 EFN position
百合纲 LILIOPSIDA		
百合科 Liliaceae		
圆锥菝葜 <i>Smilax bracteata</i> Presl *	藤本 Liana	叶尖背面 Apex lower side
马钱叶菝葜 <i>S. lunglingensis</i> Wang et Tang *	藤本 Liana	叶尖背面 Apex lower side
穿鞘菝葜 <i>S. perfoliata</i> Lour . *	藤本 Liana	叶尖背面 Apex lower side
木兰纲 MAGNOLIOPSIDA		
萝藦科 Asclepiadaceae		
光牛奶菜 <i>Marsdenia glabra</i> Costantin **	藤本 Liana	叶正面基部 Lamina base upper side
马鞭草科 Verbenaceae		
云南石梓 <i>Gmelina arborea</i> Roxb .	乔木 Tree	叶正面 Lamina upper side
爵床科 Acanthaceae		
大花山牵牛 <i>Thunbergia grandiflora</i> (Rottl . ex Willd .) Roxb .	藤本 Liana	花萼外侧 Calyx outside
紫葳科 Bignoniaceae		
齿叶猫尾木 <i>Markhamia stipulata</i> (Wall .) Seem . ex K . Schum . var. <i>stipulata</i> *	乔木 Tree	叶背面基部 Lamina base lower side
火烧花 <i>Mayodendron igneum</i> (Kurz .) Kurz . **	乔木 Tree	叶背面 Lamina lower side
柿树科 Ebenaceae		
黑毛柿 <i>Diospyros atrotricha</i> H . W . Li *	乔木 Tree	叶背面 Lamina lower side
黑皮柿 <i>D. nigrocortex</i> C . Y . Wu *	乔木 Tree	叶背面 Lamina lower side
版纳柿 <i>D. xishuangbannaensis</i> C . Y . Wu & H . Chu *	乔木 Tree	叶背面 Lamina lower side
锦葵科 Malvaceae		
黄花稔 <i>Sida acuta</i> Burm . F . **	草本 Herb	背面叶脉 Vein lower side
梧桐科 Sterculiaceae		
全缘刺果藤 <i>Byttneria integrifolia</i> Lace *	藤本 Liana	背面叶脉 Vein lower side
龙脑香科 Dipterocarpaceae		
望天树 <i>Shorea chinensis</i> Wang Hsie *	乔木 Tree	叶背面 Lamina lower side
葫芦科 Cucurbitaceae		
油渣果 <i>Hodgsonia macrocarpa</i> (Bl .) Cogn . **	藤本 Liana	叶背面 Lamina lower side
大风子科 Flacourtiaceae		
老挝天料木 <i>Homalium ceylanicum</i> var. <i>laoticum</i> (Gagnep .) G . S . Fan *	乔木 Tree	基部叶缘 Lamina base margin
西番莲科 Passifloraceae		
滇南蒴莲 <i>Adenia penangiana</i> (Wall . ex G . Don) Wilde *	藤本 Liana	叶背面基部 Lamina base lower side
桑科 Moraceae		
斜叶榕 <i>Ficus tinctoria</i> subsp. <i>gibbosa</i> (Bl .) Corner *	乔木 Tree	叶背面基部 Lamina base lower side
防己科 Menispermaceae		
莲蕊藤 <i>Parabaena sagittata</i> Miers **	藤本 Liana	叶正面基部 Lamina base upper side
大戟科 Euphorbiaceae		
椴叶山麻杆 <i>Alchornea tiliifolia</i> (Benth .) Muell . Arg *	灌木 Shrub	叶背面 Lamina lower side
红背山麻杆 <i>A. trewioides</i> (Benth .) Muell . Arg .	灌木 Shrub	叶背面 Lamina lower side
银柴 <i>Aporosa chinensis</i> (Champ .) Merr .	乔木 Tree	叶背面、托叶 Lamina lower side & stipule
毛银柴 <i>A. villosa</i> (Lindl .) Baill . *	乔木 Tree	叶背面、托叶 Lamina lower side & stipule
云南银柴 <i>A. yunnanensis</i> (Pax et Hoffm .) Metc . *	乔木 Tree	叶背面、托叶 Lamina lower side & stipule
木奶果 <i>Baccaurea ramiflora</i> Lour . *	乔木 Tree	基部叶缘 Lamina base margin
棒柄花 <i>Cleidion bracteosum</i> Gagnep . *	乔木 Tree	叶正反面 Lamina both sides
银叶巴豆 <i>Croton cascarilloides</i> Raeusch . *	灌木 Shrub	叶柄顶部 Petiole tip
中平树 <i>Macaranga denticulata</i> (Bl .) Muell . Arg .	乔木 Tree	叶背面基部 Lamina base lower side
草鞋叶 <i>M. henryi</i> (Pax et Hoffm .) Rehd .	乔木 Tree	叶柄顶部、茎 Petiole tip & stem
印度血桐 <i>M. indica</i> Wight	乔木 Tree	正面叶脉 Vein upper side
尾叶血桐 <i>M. kurzii</i> (Kuntze) Pax et Hoffm . *	灌木 Shrub	叶正面基部 Lamina base upper side
血桐 <i>M. spl</i> .	灌木 Shrub	叶正面基部 Lamina base upper side
血桐 <i>M. sp2</i>	灌木 Shrub	叶正面基部 Lamina base upper side
毛桐 <i>Mallotus barbatus</i> (Wall .) Muell . Arg .	灌木 Shrub	正面叶脉 Vein upper side
白楸 <i>M. paniculatus</i> (Lam .) Muell . Arg .	乔木 Tree	正面叶脉 Vein upper side
粗糠柴 <i>M. philippinensis</i> (Lam .) Muell . -Arg .	乔木 Tree	叶正面基部 Lamina base upper side

续表 1

花外蜜腺被子植物 EFN angiosperm plants	生长型 Growth form	EFN 位置 EFN position
四果野桐 <i>M. tetracoccus</i> (Roxb .) . Kurz	乔木 Tree	正面叶脉 Vein upper side
浆果乌桕 <i>Sapium baccatum</i> Roxb . *	乔木 Tree	背面叶脉 Vein lower side
豆科 Fabaceae		
蛇藤 <i>Acacia pennata</i> (Linn .) Willd .	藤本 Liana	复叶叶柄 Rachis
海红豆 <i>Adenanthera pavonina</i> var. <i>microsperma</i> (Teijsm . et Binnend .) Nielsen *	乔木 Tree	复叶叶柄、正面叶脉 Rachis & Vein upper side
蝶腺棋子豆 <i>Cylindrokelupha kerrii</i> (Gagnep .) T . L . Wu *	乔木 Tree	复叶叶柄 Rachis
见血飞 <i>Mezoneuron cucullatum</i> (Roxb .) Wight & Arn . **	藤本 Liana	叶尖 Apex
狸爪豆 <i>Mucuna pruriens</i> (Linn .) DC . *	草本 Herb	托叶 Stipule
猴耳环 <i>Pithecellobium clypearia</i> (Jack) Benth . *	乔木 Tree	复叶叶柄 Rachis
远志科 Polygalaceae		
泰国黄叶树 <i>Xanthophyllum siamensis</i> Craib *	乔木 Tree	叶背面 Lamina lower side
云南黄叶树 <i>X. yunnanensis</i> C . Y . Wu *	乔木 Tree	叶背面 Lamina lower side
葡萄科 Vitaceae		
密花火筒 <i>Leea compactiflora</i> Kurz *	灌木 Shrub	茎 Stem
蔷薇科 Rosaceae		
臀果木 <i>Pygeum topengii</i> Merr . **	乔木 Tree	叶背面基部 Lamina base lower side
毒鼠子科 Dichapetalaceae		
毒鼠子 <i>Dichapetalum gelonioides</i> (Roxb .) Engl .	乔木 Tree	叶背面 Lamina lower side
楝科 Meliaceae		
鹧鸪花 <i>Trichilia connaroides</i> (W . Et A .) Bentvelzen *	乔木 Tree	叶背面 Lamina lower side
芸香科 Rutaceae		
三桠苦 <i>Evodia lepta</i> (Spreng .) Merr . **	灌木 Shrub	叶背面 Lamina lower side
无患子科 Sapindaceae		
番龙眼 <i>Pometia tomentosa</i> (Bl .) Teysm . et Binn . *	乔木 Tree	叶背面 Lamina lower side

首次报道的花外蜜腺植物种用 ‘ ( \* ) ’ 标注，属用 ‘ ( \*\* ) ’ 标注，依据哈钦松分类系统分类  
Firstly reported EFN species marked with ‘ ( \* ) ’, genus marked with ‘ ( \*\* ) ’, Plants were classified according to J . Hutchison s Classification System

另外，经过与 Keeler (2005) 总结的全世界已经报道的花外蜜腺植物名录比较发现西双版纳发现的花外蜜腺植物中有 37 个种、8 个属是首次报道（表 2）。

2.2 花外蜜腺的着生位置和形状

花外蜜腺的着生位置有叶片、叶柄、托叶、茎、花萼外侧（表 2），形状有无定形（form-less）、凸起（elevated）、扁平（flattened）、凹陷（pit-shaped）、洞形（hollow）5 种类型（Elias，

1983; So, 2004，图 1）。叶脉、叶基部、叶缘、叶柄和茎上的蜜腺多为显眼的凸起型、凹陷型、洞型或大个儿的扁平型，容易发现；托叶、叶片（基部以外）、花萼外侧的蜜腺相对来说结构不明显，呈无定形或很小的扁平型，可以根据蜜腺与周围颜色的差别初步判断然后再仔细检查，或者有液体分泌物时用舌头舔尝来确定是否为蜜腺。不明显的蜜腺主要出现在毒鼠子科、芸香科、楝科、远志科、柿树科、爵床科和百合科的植物上，

表 3 各个群落中花外蜜腺植物种数和种类丰富度  
Table 3 Extrafloral nectaried species and species abundance in each community

群落 Community	原始林 Primary forests			次生林 Secondary forests				总和 Total
	1	2	3	4	5	6	7	
样线长度 Transect length (m)	200	180	120	120	120	160	70	
植物种数 Species number	201	170	137	109	131	151	65	424
花外蜜腺植物种数（百分比）	24	22	13	11	24	19	12	52
EFN species amount（Percentage）	(11.9%)	(12.9%)	(9.5%)	(10.1%)	(18.3%)	(12.6%)	(18.5%)	(12.3%)
平均值 ± 标准误 (Mean ± SE)	11.4 ± 1.7%			14.3 ± 3.7%				

各群落描述见表 1。原始林和次生林中花外蜜腺植物的种类丰富度差异不显著（ $P_{df=5} = 0.246$ ，独立样本  $t$  检验，但是检验效力 0.104 太低）  
See table 1 for the description of each community . The difference of extrafloral nectary species abundance between primary and secondary communities is not significant (  $P_{df=5} = 0.271$ , independent samples t test, but Power = 0.104 is far too small)





图 1 花外蜜腺着生位置和形状举例

1 . 齿叶猫尾木; 2 . 碟腺棋子豆; 3 . 番龙眼; 4 . 海红豆; 5 . 菝葜; 6 . 猴耳环; 7 . 毛桐; 8 . 草鞋叶;  
9 . 尾叶血桐; 10a, b . 毒鼠子; 11 . 鹧鸪花; 12 . 浆果乌桕

着生位置: 叶片 (1 . 3 . 4 . 5 . 7 . 9 . 10 . 11 . 12), 茎 (8), 叶柄 (2 . 4 . 6 .);

蜜腺形状: 扁平 (1 . 3 . 7 . 9 . 10 . 11 . 12), 凹陷 (2 . 6 .), 凸起 (8 . 6 .), 无定形 (5)

Fig . 1 Examples of extrafloral nectary positions and shapes

1 . *Markhamia stipulata* var. *stipulata*; 2 . *Cylindrokelupha kerrii*; 3 . *Pometia tomentosa*; 4 . *Adenanthra pavonina* var. *microsperma*;  
5 . *Smilax* sp .; 6 . *Pithecellobium clypearia*; 7 . *Mallotus barbatus*; 8 . *Macaranga henryi*; 9 . *Macaranga kurzii*;  
10a, b . *Dichapetalum gelonioides*; 11 . *Trichilia connaroides*; 12 . *Sapium baccatum*

EFN position: Lamina (1 . 3 . 4 . 5 . 7 . 9 . 10 . 11 . 12), Stem (8), Petiole or Rachis (2 . 4 . 5 .);

EFN shape: Flattened (1 . 3 . 7 . 9 . 10 . 11 . 12), Pit-shaped (2 . 6 .), Elevated (8 . 6 .), Formless (5)

豆科既有明显的蜜腺也有不明显的蜜腺。47 种 (90.4%) 花外蜜腺植物只在一个位置有蜜腺,

其它的 5 种 (9.6%) 在两个位置上有花外蜜腺。叶片蜜腺植物最常见有 44 种 (其中 12 种在叶正

面，29 种在叶背面，1 种叶片正反两面都有，2 种在叶缘)，其次是叶柄蜜腺植物有 6 种，托叶蜜腺植物 4 种，茎蜜腺植物 2 种，花萼外侧蜜腺植物 1 种（表 2）。

蜜液主要在幼嫩（幼叶、幼茎）器官的花外蜜腺上发现。成熟以后的叶子上本来就不明显的无定形的和很小的扁平蜜腺更加不易发现，结构明显的蜜腺虽然还是清晰可辨但是已经丧失了分泌蜜液的功能（棒柄花的叶蜜腺例外）。

2.3 群落间花外蜜腺植物种类丰富度比较

版纳青梅原始林中花外蜜腺植物种类丰富度最低（9.8%），5 年生中平树林中最高（18.5%）（表 3）。次生林中花外蜜腺植物种类占 14.4%，原始林中占 10.2%，统计结果显示次生林比原始林二者差异不显著（表 3）。

但考虑到 46 年的刺栲林，其群落结构和郁闭度都已经接近原始林，如果将该群落从次生林中去除或者将其列入原始林中，分析结果都发现次生林中花外蜜腺植物丰富度显著高于原始林（ $P$  值分别为 0.041 和 0.017）。

2.4 不同生长型的花外蜜腺植物

52 种花外蜜腺植物中有乔木 31 种、灌木 9 种、藤本 10 种、草本 2 种（表 2）。双因素方差分析表明不同生长型的植物中花外蜜腺植物的种类丰富度有显著差异（Two Way Anova,  $F_{3,18} = 7.612$ ,  $P = 0.002$ ；图 2），从大到小依次为乔木（16.5%），灌木（11.4%），藤本（10.2%），草本（5.1%），附生植物和寄生植物（0）。

表 4 列出各个生长型的植物中两类亚纲（花

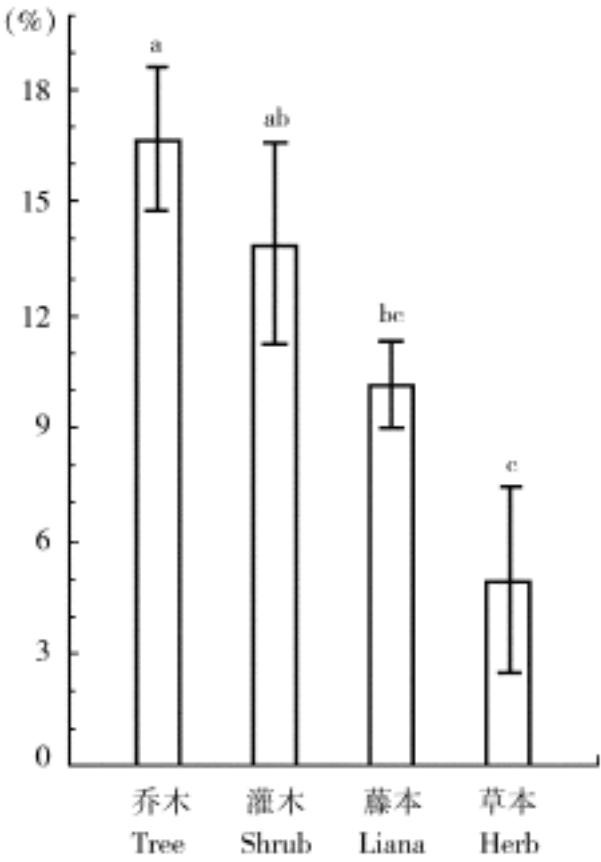


图 2 四种生长型中花外蜜腺植物的种类丰富度  
(均值 ± 1 倍标准误，相同的字母表示在  $P = 0.05$  的水平上差异不显著，多重比较采用 Fisher LSD 法)

Fig .2 extraflora nectary plant abundance in the four growth forms  
(Mean ± SE, means showing the same letter are not significantly different at  $P = 0.05$  level, multiple comparison was performed by Fisher LSD)

外蜜腺植物集中亚纲、花外蜜腺植物稀少亚纲)的植物种数和花外蜜腺植物种数以及丰富度，发现各个生长型的植物中有花外蜜腺植物都是集中在花外蜜腺植物集中亚纲中（ $P = 0.0345$ ，单尾配对  $t$  检验）。

3 讨论

3.1 花外蜜腺植物种类

表 4 各个生长型的植物中两类亚纲的植物种数和花外蜜腺植物种数以及丰富度

Table 4 Species number, extrafloral nectary (EFN) species number and extrafloral nectary (EFN) species abundance of the two subclasses categories in every growth forms

生长型 Growth form	花外蜜腺植物集中亚纲 Subclasses that EFN species concentrated		花外蜜腺植物稀少亚纲 Subclasses that have few EFN species	
	植物种数 Species Num .	花外蜜腺植物种数（及百分比） EFN Species Num . ( % )	植物种数 Species Num .	花外蜜腺植物种数（及百分比） EFN Species Num . ( % )
乔木 Tree	111	30 (27.0 %)	67	1 (1.5 %)
灌木 Shrub	66	9 (13.6 %)	12	0
藤本 Liana	63	7 (11.1 %)	36	3 (8.3 %)
草本 Herb	19	2 (10.5 %)	44	0

说明：花外蜜腺集中亚纲即指上文提到的蔷薇亚纲、五桠果亚纲和菊亚纲；花外蜜腺植物稀少亚纲即指其它几个亚纲；附生植物和寄生植物种类太少没有列在表中

Note: Subclasses that EFN species concentrated include Rosidae, Dilleniidae and Asteridae; Subclasses that have few EFN species include all the other subclasses; Epiphytes and parasites were not included in the table just because they have very few species



表 5 三个地点木兰纲各亚纲的植物种数（及百分比）和花外蜜腺（EFN）植物的种数（及百分比）  
Table 5 Number (and percentage) of all species and extrafloral nectary (EFN) species  
in each subclasses of Magnoliopsida in three locations

	西双版纳（中国） Xishuangbanna (China)		帕宋（马来西亚） Pasoh (Malaysia)		巴罗克勒纳多岛（巴拿马） Barro Colorada Island (Panama)	
	所有 All	EFN	所有 All	EFN	所有 All	EFN
木兰亚纲 Magnoliidae	52 (14.6%)	1 (2.0%)	62 (8.3%)	0	16 (9.2%)	0
金缕梅亚纲 Hamamelididae	40 (11.3%)	1 (2.0%)	35 (4.7%)	1 (1.2%)	10 (5.8%)	0
石竹亚纲 Caryophyllidae	1 (0.3%)	0	-	-	3 (1.7%)	0
五桠果亚纲 Dilleniidae	60 (16.9%)	9 (18.4%)	228 (30.8%)	31 (35.4%)	41 (23.7%)	(30.4%)
蔷薇亚纲 Rosidae	127 (35.8%)	33 (67.3%)	362 (48.8%)	56 (61.0%)	74 (42.8%)	(63.3%)
菊亚纲 Asteridae	75 (21.1%)	5 (10.2%)	54 (7.2%)	3 (2.4%)	29 (16.8%)	(6.5%)

说明：帕宋的森林类型为原始低地热带雨林，巴罗克勒纳多岛上森林类型为半原始半次生性质的热带雨林，‘ - ’表示该亚纲的植物在调查中没有出现，马来西亚和巴拿马的数据来自 Fiala and Linsenmair 1995 (Table 2)，并且巴拿马的数据中不含藤本植物  
Note: the forest type is primary lowland rainforest in Pasoh, and half primary half secondary rainforest in Barro Colorada Island, ‘ - ’ indicates plants belong to that subclass were not occurred in that location, dates of Malaysia and Panama from Fiala and Linsenmair 1995 (Table 2), and lianas not included in the date of Panama

在西双版纳调查的森林群落中花外蜜腺植物的分布与以前的调查结果（Elias, 1983; Fiala and Linsenmair, 1995; Keeler, 2005）一样不是随机的，而是集中出现在五桠果亚纲、蔷薇亚纲和菊亚纲中（表 4, 5）。而且本研究首次报道的 8 属 37 种花外蜜腺植物中大多数也都属于五桠果亚纲和蔷薇亚纲。几个地区的群落中花外蜜腺植物都集中出现在五桠果亚纲、蔷薇亚纲和菊亚纲中，支持花外蜜腺的发生强烈受到系统发生的控制的假设。

通过与 Keeler（2005）总结的全世界已经报道的花外蜜腺植物名录比较发现本研究首次报道了 37 种花外蜜腺植物（表 2），这为世界范围内花外蜜腺植物研究提供了新的资料。然而由于不知道前人群落调查的植物名录，这里的首次报道不代表是对这些植物为花外蜜腺植物的首次研究。Sugiura 等（2006）通过比较研究认为小笠原群岛（Bonin Islands）上的一种木槿（*Hibiscus glaber*）是因为该岛上没有本地草食者和蚂蚁而“丢失”了花外蜜腺，可见在某地具有花外蜜腺的植物在其它生境中可能没有花外蜜腺。该研究启发我们通过研究不同群落中同种植物是否一直具有花外蜜腺、花外蜜腺的性状变异去研究花外蜜腺的进化。

3.2 花外蜜腺的着生位置和形状

目前已经在除了根以外的所有植物器官上发现了花外蜜腺（Koptur, 1992b），然而本调查和

以前的结果（Oliveira and Leita-Filho, 1987; Fiala and Linsenmair, 1995; Pemberton, 1998; Blüthgen and Reifenrath, 2003; So, 2004）都发现绝大多数花外蜜腺植物仅在一种器官（主要是叶片）上有花外蜜腺。而且已有的研究大都发现幼叶上的花外蜜腺才分泌蜜液，叶片成熟甚至衰老后花外蜜腺会失去分泌蜜液的功能。很多研究还证明花外蜜腺分泌的蜜液可以吸引草食者的天敌而影响草食者，从而保护植物叶片尤其是幼叶（Koptur, 1992a; Oliveira and Freitas, 2004; Koptur, 2005）。草食者对植物叶片尤其是嫩叶的取食压力可能是花外蜜腺进化的主要趋动力之一。

3.3 群落间花外蜜腺植物种类丰富度比较

本研究中 4 个次生林中花外蜜腺植物占 14.3% ± 3.7%，而 3 个原始林中占 11.4% ± 1.7%，次生林中花外蜜腺植物种类丰富度和原始林的差异未达到显著水平。然而当把 46 年的刺栲林从次生林中去除或将其列入原始林中分析，分析结果都发现次生林中花外蜜腺植物丰富度显著高于原始林（P 值分别为 0.041 和 0.017）。以前的研究发现受到干扰过的森林、林缘和林窗比郁闭的成熟森林中花外蜜腺植物种类丰富（Bentley, 1976; Fiala and Linsenmair, 1995; Blüthgen and Reifenrath, 2003），Bentley（1976）认为是因为林缘、林窗内蚂蚁丰富度高造成，还有许多研究都暗示花外蜜腺植物丰富是由于蚂蚁群落丰富造成的（Morellato and Oliveira, 1991; Kop-



tur, 1992b; Pemberton, 1998)。以前的调查还发现外蜜腺植物在光依赖性植物中比在顶级种中更丰富 (Fiala and Linsenmair, 1995), 而干扰过的森林、林缘、次生林和林窗中有更多的光依赖性植物种类。

另外, 西双版纳的原始林中花外蜜腺植物种类丰富度 11.7% (次生林中 13.6%, 7 个群落综合为 12.3%), 略低于马来西亚的原始热带群落中花外蜜腺植物种类丰富度 12.3% (Fiala and Linsenmair, 1995), 二者最接近且都低于其它热带地区尤其是热带美洲的调查结果, 高于亚热带东亚和东亚温带地区植物群落的调查结果 (Oliveira and Freitas, 2004)。旧热带地区比新热带 (热带美洲) 地区的森林群落中花外蜜腺植物丰富度低于的原因有待进一步研究。

### 3.4 不同生长型的花外蜜腺植物

本研究发现不同生长型的植物中花外蜜腺植物种类丰富度为乔木 > 藤本, 没有附生花外蜜腺植物, 这一结果同马来西亚的分析结果 (Fiala and Linsenmair, 1995) 一致, 与在亚马逊 (新热带植物区系) 热带雨林的一个调查发现林冠层附生植物和藤本植物 > 乔木 (Blüthgen 等, 2000) 和在澳大利亚 (澳大利亚植物区系) 的热带雨林中发现藤本植物 > 乔木, 没有附生花外蜜腺植物 (Blüthgen and Reifenrath, 2003) 的结果不一致。

分析了花外蜜腺植物集中亚纲和花外蜜腺植物稀少亚纲中的植物在各个生长型中的分布后, 发现花外蜜腺植物集中亚纲的植物多为乔木、灌木和藤本植物, 花外蜜腺植物稀少的亚纲的植物多为草本植物 (表 4), 这说明草本植物中花外蜜腺植物较少可能是因为该地区草本植物多为系统发生上不容易产生花外蜜腺植物的类群。该结果在一定程度上支持了我们的假说; 不同植物区系之间群落内不同生长型的植物中花外蜜腺植物种类丰富度的差异可能是其在进化历史上经受了不同压力的反应, 而更有可能是因为花外蜜腺的产生受到强烈的系统发生控制、地区之间的差异仅仅是生物区系成分差异造成的。这些推论都需要更多的研究加以证实。

本调查研究结果支持植物的花外蜜腺性状受系统发生的控制的假说; 发现次生林中花外蜜腺

植物种类丰富度显著高于原始林; 不同生长型的植物中花外蜜腺植物种类丰富度有差异, 该差异与植物类群丰富度的差异相一致, 支持不同生长型的植物中花外蜜腺植物丰富度的差异是因为不同生长型的植物来源于不同的植物类群的假说。基于对花外蜜腺的着生位置的分析我们认为草食者对植物叶片尤其是嫩叶的取食压力可能是花外蜜腺进化的主要趋动力之一。

致谢 中国科学院西双版纳热带植物园标本馆的周仕顺先生、补蚌村村民封文昌及其儿子阿东在野外调查过程中给予大力帮助, 周仕顺先生还在百忙当中帮忙鉴定标本; 在野外调查过程中一直得到西双版纳自然保护区勐腊县保护所补蚌保护站的配合; 中国科学院植物研究所的杨亲二研究员对本文的英文摘要进行了修改。

### 〔参 考 文 献〕

- 龚德能, 王建皓, 1987. 西双版纳自然保护区气象考察报告集 [A]. 见: 西双版纳自然保护区综合考察团. 西双版纳自然保护区综合考察报告集 [M]. 昆明: 云南科技出版社, 44—57
- Bentley BL, 1976. Plants bearing extrafloral nectaries and the associated ant community: interhabitat differences in the reduction of herbivore damage [J]. *Ecology*, **57** (4): 815—820
- Bentley BL, 1977. Extrafloral nectaries and protection by pugnacious bodyguards [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, **8**: 407—427
- Blüthgen N, Reifenrath K, 2003. Extrafloral nectaries in an Australian rainforest: structure and distribution [J]. *Aust J Bot*, **51** (5): 515—527
- Blüthgen N, Verhaagh M, Goitia W *et al.*, 2000. How plants shape the ant community in the Amazonian rainforest canopy: the key role of extrafloral nectaries and homopteran honeydew [J]. *Oecologia*, **125** (2): 229—240
- Elias TS, 1983. Chapter 6: Extrafloral nectaries: their structure and distribution [A]. In: Bentley B, Elias TS eds. *The Biology of Nectaries* [M]. New York: Columbia University Press, 174—203
- Fiala B, Linsenmair KE, 1995. Distribution and abundance of plants with extrafloral nectaries in the woody flora of a lowland primary forest in Malaysia [J]. *Biodivers Conserv*, **4** (2): 165—182
- Galen C, 2005. Catching ants with honey: an experimental test of distraction and satiation as alternative modes of escape from flower-damaging ants [J]. *Oecologia*, **144** (1): 80—87
- Heil M, McKey D, 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, **34**: 425—453
- Keeler KH, 1979. Distribution of plants with extrafloral nectaries and ants

- at two elevations in Jamaica [J]. *Biotropica*, **11** (2): 152—154
- Keeler KH, 2005. Retrieved [March, 24, 2006], from World list of angiosperms with extrafloral nectaries [OL]. <http://www.biosci.unl.edu/extrafloral/worldlistfamilies.htm>
- Knox RB, Kenrick J, Bernhardt P *et al.*, 1985. Extrafloral nectaries as adaptations for bird pollination in *Acacia terminalis* [J]. *Am J Bot*, **72** (8): 1185—1196
- Koptur S, 1992a. Extrafloral nectary-mediated interactions between insects and plants [A]. In: Bernays E ed. *Insect/Plant Interactions* [M]. vol. 4. Boca Raton: CRC Press, 85—132
- Koptur S, 1992b. Plants with extrafloral nectaries and ants in everglades habitats [J]. *Fla Entomol*, **75** (1): 38—50
- Koptur S, 2005. Nectar as fuel for plant protectors [A]. In: Womersley FL, Rijn PCJ van, Bruin J eds. *Plant-provided Food for Carnivorous Insects: A Protective Mutualism and Its Applications* [M]. New York: Cambridge University Press, 75—108
- Lopes AV, Vogel S, Machado IC, 2002. Secretory trichomes, a substitutive floral nectar source in *Lundia A. DC.* (Bignoniaceae), a genus lacking a functional disc [J]. *Ann Bot (London)*, **90** (2): 169—174
- Morellato LPC, Oliveira PS, 1991. Distribution of extrafloral nectaries in different vegetation types of Amazonian Brazil [J]. *Flora*, **185** (1): 33—38
- Oliveira PS, Freitas AVL, 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna [J]. *Naturwissenschaften*, **91** (12): 557—570
- Oliveira PS, Leitao-Filho HF, 1987. Extrafloral nectaries: their taxonomic distribution and abundance in the woody flora of Cerrado vegetation in Southeast Brazil [J]. *Biotropica*, **19** (2): 140—148
- Pemberton RW, 1998. The occurrence and abundance of plants with extrafloral nectaries, the basis for antiherbivore defensive mutualisms, along a latitudinal gradient in East Asia [J]. *J Biogeogr*, **25** (4): 661—668
- Rosenzweig ML, 2002. The distraction hypothesis depends on relatively cheap extrafloral nectaries [J]. *Evol Ecol Res*, **4** (2): 307—311
- So ML, 2004. The occurrence of extrafloral nectaries in Hong Kong plants [J]. *Bot Bul Acad Sin*, **45** (3): 237—245
- Sugiura S, Abe T, Makino S, 2006. Loss of extrafloral nectary on an oceanic island plant and its consequences for herbivory [J]. *Am J Bot*, **93** (3): 491—495
- Wagner D, 1997. The influence of ant nests on *Acacia* seed production, herbivory and soil nutrients [J]. *J Ecol*, **85** (1): 83—93
- Wagner D, Kay A, 2002. Do extrafloral nectaries distract ants from visiting flowers? An experimental test of an overlooked hypothesis [J]. *Evol Ecol Res*, **4** (2): 293—305
- Xu ZH (徐正会), Liu TY (柳太勇), 1999. A comparative study on the ant communities in primeval and secondary forests of four vegetation subtypes in Xishuangbanna [J]. *Zool Res (动物学研究)*, **20** (5): 360—364
- Zhang KY (张克映), 1963. An analysis on the characteristics and forming factors of climates in the south of Yunnan [J]. *Acta Meteorol Sin (气象学报)*, **33**: 210—230
- Zheng Z (郑征), Chen XD (陈旭东), Mao HW (毛红卫) *et al.*, 2001. Leaf growth and herbivory dynamics of saplings in tropical seasonal rainforest gaps in Xishuangbanna [J]. *Acta Phytoecol Sin (植物生态学报)*, **25** (6): 679—686
- Zhu H (朱华), 1992. Research on community ecology of *Shorea chinensis* forest in Xishuangbanna [J]. *Acta Bot Yunnan (云南植物研究)*, **14** (3): 237—258
- Zhu H (朱华), 1993. A phytocoenological study on *Vatica* forest in Xishuangbanna [J]. *Guihaia (广西植物)*, **13** (1): 48—60
- Zhu H, 1997. Ecological and biogeographical studies on the tropical rain forest of south Yunnan, SW China with a special reference to its relation with rain forests of tropical Asia [J]. *J Biogeogr*, **24** (5): 647—662
- Zhu H, Cao M, Hu HB, 2006. Geological history, flora, and vegetation of Xishuangbanna, southern Yunnan, China [J]. *Biotropica*, **38** (3): 310—317